



HAL
open science

Emile Bourquelot et les débuts mycologiques de la chimiotaxonomie végétale

Bruno Jupile

► **To cite this version:**

Bruno Jupile. Emile Bourquelot et les débuts mycologiques de la chimiotaxonomie végétale. Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie , 2010, La biologie parisienne à la fin du XIXème siècle, 17 (1), pp.37. 10.3917/bhesv.171.0037 . halshs-01309153

HAL Id: halshs-01309153

<https://shs.hal.science/halshs-01309153>

Submitted on 28 Apr 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Emile Bourquelot et les débuts mycologiques de la chimiotaxonomie végétale

par Bruno Jupile*

RESUME - A la fin du XIXème siècle, Emile Bourquelot, professeur à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris, mène une vaste campagne d'étude de la composition glucidique des Champignons. Si ses recherches l'amènent à participer à l'écllosion de la biochimie en France, elles lui donnent également l'occasion d'incursions régulières dans le domaine de la physiologie et de la taxonomie végétale. L'étude des enzymes occupe une part croissante de son attention et les implications systématiques de ses résultats constituent progressivement un corpus important bien que non unifié. Ses successeurs développeront de nouvelles approches de plus en plus précises tout au long de la première moitié du XXème siècle. Cette lente maturation permettra aux héritiers de cette école de jouer un rôle important dans l'émergence de la chimiotaxonomie après-guerre.

MOTS-CLEFS : Chimiotaxonomie, Pharmaciens, Emile Bourquelot, Mycologie

ABSTRACT - In the late nineteenth century, Emile Bourquelot, professor at the Ecole supérieure de Pharmacie de Paris, has campaigned extensively to study the carbohydrate composition of fungi. If his researches lead to participate in the emergence of biochemistry in France, its also give the opportunity for regular incursions into the domain of physiology and plant taxonomy. The study of enzymes will take up an increasing attention at the expense of botany and the systematic implications of its results will gradually form a substantial body though not unified. His successors will develop new approaches to more accurate throughout the first half of the twentieth century. It is this slow maturation that will allow the heirs of this scintific school to count in the emergence of the chemotaxonomy, postwar.

KEYWORDS : Chimiotaxonomy, Pharmacists, Emile Bourquelot, Mycology

L'idée de distinction entre grands groupes taxonomiques ou entre espèces selon des critères chimiques apparaît au XVIIIème siècle, mais les premières tentatives dans ce sens se heurtent à la trop grande simplicité des théories proposées et à l'insuffisance des techniques expérimentales. Les scientifiques susceptibles d'apporter leur contribution dans ce domaine sont peu nombreux. Ils doivent en effet posséder à la fois des connaissances poussées en systématique et physiologie végétale et des compétences développées en chimie organique puis biochimie. En France, ces conditions vont se trouver réunies dans le milieu des chercheurs en pharmacie parisiens de la fin du XIXème siècle, mais elles ne seront pas suffisantes pour faire émerger la chimiotaxonomie en tant que

* Université de Lyon, Lyon, F-69003, France ; Université Lyon 1, EA 4148 LEPS, bâtiment La Pagode, 38 Bd Niels Bohr, Domaine scientifique de La Doua, Villeurbanne, F-69622, France.

discipline à part entière. Plusieurs décennies de travaux seront nécessaires avant que ne se précisent les contours de cette nouvelle science.

Un contexte historique favorable

Plusieurs circonstances réunies à la fin du XIX^{ème} siècle vont permettre à de jeunes pharmaciens parisiens d'ouvrir une nouvelle voie dans l'étude du vivant et de sa classification. Trois facteurs semblent pouvoir expliquer plus particulièrement ces développements.

- L'analyse chimique, qui ne permettait guère plus que d'estimer la proportion des principaux éléments (carbone, hydrogène, oxygène, azote) dans les organismes au début du XIX^{ème} siècle, est progressivement enrichie par l'utilisation de méthodes expérimentales plus douces, qui rendent possible une connaissance fine de la matière vivante, au niveau des « principes immédiats ». Ainsi, dès les années 1820, Michel Eugène Chevreul ébauche une structure des graisses animales, constituées de glycérol et d'acide gras. Au milieu du siècle, Marcelin Berthelot précise ces connaissances grâce à sa maîtrise des synthèses organiques et démontre, dans un autre domaine, la nature polyalcoolique des sucres, aboutissant ainsi à la proposition d'une classification de ces matières. La cristallographie et la polarimétrie s'imposent progressivement dans les laboratoires en tant que technique d'analyse incontournable. En cette fin du XIX^e siècle, la classification des composés organiques est donc parvenue à un état avancé malgré la pénétration difficile des théories atomistes dans le milieu scientifique parisien. Elle franchit un seuil de connaissances permettant aux chercheurs de disposer d'une large palette de substances, d'imaginer des associations et de bâtir des hypothèses causales.

- Les débats autour des théories évolutionnistes attirent nombre de jeunes chercheurs naturalistes pendant la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle. La botanique systématique semble avoir déjà connu son heure de gloire et cherche un second souffle. Ses spécialistes n'ont de cesse de proposer de nouvelles méthodes, comme le classement d'après les diagrammes floraux et de volumineuses flores mondiales, œuvres d'écoles anglo-saxonnes et allemandes pour l'essentiel. Il devient cependant nécessaire d'ouvrir de nouvelles perspectives et les taxonomistes, français entre autres, vont tenter une nouvelle approche alliant chimie et systématique.

- Dès la fin du XVIII^{ème} siècle, plusieurs théories successives tentent de fonder la distinction entre règnes végétal et animal sur des bases chimiques... sans succès¹ : une première hypothèse supposant une présence d'azote spécifiquement animale est écartée alors que s'accumulent les résultats expérimentaux démontrant la large distribution de cet élément chez les végétaux. En France, Chevreul reste très prudent à ce sujet, considérant qu'« en général la masse des principes immédiats azotés est proportionnellement plus forte dans les animaux que dans les plantes ; mais cette distinction n'est point assez tranchée pour servir de caractère »². Les théories sur la présence exclusive d'amidon, de cellulose, de chlorophylle... chez les végétaux ou de graisses chez les animaux se succèdent, sans plus de réussite. Dans les années 1840, Dumas et Boussingault défendent une

1 D.C. Goodman, "Chemistry and the two organic kingdoms of nature in the nineteenth century", *Medical history*, 1972, 16, 2, 113-130.

2 M. E. Chevreul, *Considérations générales sur l'analyse organique et sur ses applications*, Paris, F.G. Levrault, 1824, p.233.

nouvelle approche à travers la théorie dualiste, avant de renoncer à classer les êtres vivants selon des bilans métaboliques statiques, trop globaux.

Claude Bernard met un terme aux discussions et réfute définitivement cette thèse dualiste dans un ouvrage publié en 1878³. Il assimile le glycogène à un « amidon animal »⁴, considérant parfaitement parallèles les deux processus de synthèse. De plus, il confirme la similarité de la diastase du foie avec la diastase végétale découverte dès 1833 par Payen et Persoz⁵. Quant à la présence de chlorophylle chez les végétaux, il considère que si ce critère peut bien être utilisé dans un but classificatoire, il ne recouvre pas exactement la limite des règnes, les Champignons n'en contenant pas.

Alors qu'Emile Bourquelot mène ses premiers travaux scientifiques, quelques grands principes concernant l'étude chimique du vivant semblent donc bien établis :

- Aucun critère chimique simple ne permet de distinguer le règne animal du règne végétale, en particulier dès lors que l'on considère les formes de vies les plus élémentaires,
- L'analyse de la composition chimique des êtres vivants n'a de sens qu'au niveau des organes, in situ, et ne peut être menée au niveau de l'organisme.

Si ces constats amèneront nombre de biologiste à se tourner vers la(les) physiologie(s), les préoccupations taxonomiques n'en disparaîtront pas pour autant et reviendront régulièrement dans ce nouveau contexte.

Le parcours d'Emile Bourquelot

Emile Bourquelot naît le 21 juin 1851 à Jandun, village rural des Ardennes, dans une famille de cultivateurs aisés, favorables aux études scientifiques et techniques. Après un baccalauréat ès lettres et ès sciences, il commence en 1871 un stage de pharmacie à Sedan. Pendant ces trois années de formation professionnelle, il ne se contente pas du travail d'officine mais profite de ses journées de sortie pour herboriser dans la campagne environnante. Il fonde une société de botanique avec d'autres stagiaires et entame une correspondance de plus de vingt ans avec Albert Callay (1822-1896), spécialiste de la flore locale. Son stage terminé, il choisit de poursuivre ses études à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris⁶ afin de pouvoir accéder au grade de pharmacien de première classe. Il prépare parallèlement le concours de l'internat en pharmacie des hôpitaux de Paris, qu'il réussit le 1er décembre 1878. Il accomplira sa carrière hospitalière dans trois établissements : à l'hôpital des cliniques et clinique d'accouchement de 1878 à 1886, à l'hôpital des enfants malades en 1886-1887 et enfin à l'hôpital Laennec, où il installe son laboratoire, de 1887 à 1919.

3 C. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, Paris, J.-B. Baillière, 1878.

4 C. Bernard, « Remarques sur la formation de la matière glycogène du foie », *C. r. hebdomadaire des séances Acad. sci.*, 1857, 44, 1325-1331, p.1325.

5 L'identité des diastases végétale et animale est soupçonnée depuis longtemps mais les doutes liés à un possible apport nutritionnel n'ont pu être levés.

6 L'Ecole supérieure de Pharmacie de Strasbourg n'avait été transférée à Nancy que le 1er octobre 1872, sous administration de la Faculté de Médecine. Ce qui pourrait expliquer une préférence des étudiants en pharmacie des régions de l'est pour l'école de la capitale.

Sa carrière universitaire débute le 16 novembre 1877 par l'attribution des fonctions de préparateur des travaux pratiques de chimie à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris, puis il est nommé sur le poste tout juste créé de préparateur du cours de Cryptogamie le 1^{er} janvier 1881⁷. Après l'obtention d'un doctorat ès-sciences naturelles et de l'agrégation de Pharmacie, il est chargé en 1893 du cours de galénique, avant d'être enfin titularisé en tant que professeur de Pharmacie galénique le 1^{er} novembre 1897.

Un long recensement des matières sucrées des Champignons

Les premières années de recherche (1881-1884) d'Emile Bourquelot sont consacrées à l'étude de la digestion chez les mollusques céphalopodes, sujet de sa thèse de doctorat. Il traverse ensuite une période plus indécise, s'intéressant à diverses questions touchant les fermentations. En 1886, Bourquelot aborde la question de la présence de tréhalose et de mannite⁸ chez une espèce de Champignons, l'Agaric poivré (*Lactarius piperatus* Scop.) à l'occasion d'une série de tentatives d'extraction du glycogène. Cette digression va l'amener à réorienter soudainement ses travaux pour entreprendre un long recensement des matières sucrées dans 51 genres de Champignons. Il ne commencera cependant à publier ses résultats que trois ans plus tard, en 1889.

On ne peut ignorer un lien probable entre cet événement et le parcours institutionnel de Bourquelot. Préparateur du cours de cryptogamie depuis six ans, il rejoint en 1887 la Société mycologique de France, fondée deux ans auparavant. Il y occupe rapidement des fonctions de premier plan : secrétaire en 1888, secrétaire général de 1890 à 1892, vice-président en 1893-1894 et enfin président en 1894-1896. Mais ce travail colossal semble principalement motivé par la volonté de mettre un terme au débat sur la présence de mannite et de tréhalose chez les Champignons. En effet, jusqu'alors, ces substances avaient bien été identifiées dans une trentaine d'espèces, mais dans des rapports extrêmement variables.

Dès l'introduction de son premier article sur le sujet, Bourquelot montre un intérêt pour les implications taxonomiques de ce problème en se demandant « si ces deux matières sucrées sont les seules qui soient contenues dans ces végétaux, ou encore s'il n'existe pas à cet égard une certaine analogie de composition chez les espèces de ces Cryptogames appartenant au même groupe botanique »⁹.

En quatre ans, il analyse 212 espèces de Champignons. Cette campagne nécessite la collecte d'une masse considérable d'échantillons. Les indications fournies dans cet article suffisent à prendre conscience des quantités en question : l'analyse de la composition en mannite et tréhalose de huit espèces de Lactaires et une espèce de Bolets a pu nécessiter jusqu'à 40 kg d'échantillons dans certains cas. Une rapide étude des données des articles suivants montre que plus de 100kg d'échantillons ont été analysés, soit une moyenne de 200g par expérience. Il n'est donc pas étonnant que la plupart de ces échantillons proviennent de forêts de la région parisienne. On dénombre 22

⁷ Voir l'article de Philippe Jausaud pour de plus amples développements sur la place de la cryptogamie à l'Ecole supérieure de Pharmacie.

⁸ Le tréhalose est un isomère du saccharose isolé en 1857 par Berthelot dans une manne provenant de Syrie. La mannite est un polyol aujourd'hui désignée sous le terme mannitol.

⁹ E. Bourquelot, « Recherches sur les matières sucrées de quelques espèces de champignons », *C. r. hebdomadaire des séances Acad. sci.*, 1889, 108, 568-570, p.568.

zones de prélèvement : du jardin de l'hôpital Laennec à la forêt de Fontainebleau ; de la forêt de Bièvres à celle de Compiègne¹⁰. De même que l'omniprésence de fossiles dans le Bassin parisien avait pu procurer des bases de recherche fructueuses au début du XIX^{ème} siècle, les nombreuses espèces de Champignons, comme l'Agaric poivré, fréquentes dans les zones boisées orientaient naturellement vers l'étude de ces cryptogames.

Ces collectes représentent un temps et une énergie considérables souvent négligés, même dans les rapports de Bourquelot. On comprend dès lors pourquoi ses élèves garderont longtemps « le souvenir des agréables excursions dans les bois des environs de Paris, qui avaient pour but avoué et réel la cueillette et l'étude des Champignons, mais qui s'agrémentaient aussi de très longues conversations sur les questions scientifiques à l'ordre du jour »¹¹. L'image de Bourquelot au travail dans son laboratoire, avancée par ses collaborateurs et certainement souhaitée par le chercheur lui-même au vu de certaines photographies d'époque, est donc à relativiser. On doit se garder de négliger la place considérable occupée par les excursions naturalistes dans l'activité scientifique du pharmacien, au moins durant la première période de ses recherches.

Cet énorme travail, à mi-chemin des tentatives de caractérisation des règnes et de l'apparition de la chimiotaxonomie, nécessite une connaissance précise des caractéristiques physiologiques et écologiques de ces Champignons. En effet, Bourquelot réalise rapidement que la variabilité des résultats antérieurs s'explique par l'utilisation d'échantillons dans des états non comparables. Afin de parer à cette difficulté, quelques indications concernant la cueillette sont relevées systématiquement et permettent de classer de façon pertinente les échantillons : phase de croissance, partie prélevée, période de l'année, environnement du champignon, et parfois même conditions météorologiques. Le deuxième élément explicatif de l'hétérogénéité des résultats antérieurs est très rapidement mis au jour : le délai entre cueillette et analyse pouvait être extrêmement différent d'une expérience à l'autre. Bourquelot résout simplement ce problème en mettant au point une méthode de stabilisation dans l'alcool bouillant et en notant le temps séparant la cueillette de cette opération¹².

La découverte de tréhalose dans 142 espèces, soit 31 genres étudiés, lui permet de tirer de premières conclusions explicitement taxonomiques et physiologiques. Il déclare ainsi que la présence de tréhalose dans les Champignons « est essentiellement générale ». Et malgré des résultats négatifs qu'il espère provisoires, il en vient même à supposer que « l'origine du tréhalose dans les Champignons doit être rapportée à quelque phénomène général de leur végétation et a peut-être une relation directe avec leur vie sans chlorophylle. »¹³ Ce long travail de recensement et d'interprétation physiologique et systématique ne restera pas une fin en soit mais débouchera sur des découvertes à un rythme soutenu dans les années qui suivront.

¹⁰ Seules deux sources extérieures d'échantillons sont citées : la région natale de Bourquelot autour de Jandun et la Somme, en particulier la région de Ham, où un correspondant du nom de Arnould collecte les échantillons que le chercheur ne peut se procurer autour de Paris.

11 J. Bougault, H. Hérissé, « Notice sur la vie et les travaux de Émile Bourquelot (21 juin 1851-26 janvier 1921) », J. Pharm. Chim., 1921, 24, 403-464, p. 415.

12 E. Bourquelot, « Recherches sur les matières sucrées de quelques espèces de champignons », *C. r. hebdomadaires Acad. sci.*, 1889, 108, 568-570.

13 E. Bourquelot, « Nouvelles recherches sur les matières sucrées contenues dans les champignons », *Bull. trimest. soc. mycol. Fr.*, 1893, 9, 56-65, p.63.

Les débouchés physiologiques et biochimiques des travaux systématiques

Ce travail systématique amène Bourquelot à une connaissance précise des transformations des matières sucrées chez les Champignons. A partir des nouvelles données rassemblées, il développe régulièrement de nouvelles hypothèses physiologiques.

En 1890, il associe la disparition de mannite au profit du tréhalose, qu'il considère désormais comme un processus chimique de réduction, à la maturation des spores¹⁴. Après trois ans de recherche, il aboutit à un tableau détaillé des transformations des matières sucrées intervenant dans le processus de maturation : « Les recherches que je poursuis depuis plusieurs années sur les matières sucrées contenues dans les Champignons ont établi jusqu'ici : 1° que la présence de tréhalose dans ces végétaux est à peu près générale ; 2° que le tréhalose ne se forme que lorsque les champignons commencent à produire leurs spores; 3° que ce sucre est localisé dans le tissu plus particulièrement végétatif du fruit ou sporophore ; 4° qu'il disparaît peu à peu durant la maturation ; 5° enfin, que, le plus souvent, le glucose, autre matière sucrée qu'on rencontre également dans les Champignons, ne peut être décelé que lorsque le tréhalose a déjà fait son apparition et s'y retrouve encore lorsque celui-ci a disparu. »¹⁵ L'association de ces résultats et de ses recherches antérieures lui permet d'ébaucher une voie métabolique complète spécifique des Champignons où le tréhalose est transformé dans un premier temps en glucose puis en mannite.

Mais si Bourquelot a réussi à associer phénomènes physiologiques et substances chimiques, il lui reste à identifier les catalyseurs de ces processus. Il va donc chercher quels ferments interviennent dans ces étapes successives, et particulièrement dans la première, la formation de glucose à partir du tréhalose. Ses efforts vont être très vite récompensés. En effet, il a déjà étudié une telle transformation au début de sa carrière : en 1883, il avait obtenu une préparation dédoublant le maltose et le tréhalose à partir d'une culture de moisissure *Aspergillus niger*¹⁶. Il reprend donc ces expériences et démontre que cette préparation contient deux ferments différents : la maltase, déjà identifiée chez les animaux, et une nouvelle enzyme, responsable de la transformation du tréhalose en glucose, la tréhalase.

Cette découverte marque un tournant dans la carrière de Bourquelot, qui va alors s'investir totalement dans l'étude des ferments impliqués dans les processus mis au jour précédemment. Ainsi, en 1893, un article sur la présence d'émulsine dans certaines espèces de Champignons montre les liens existant entre processus chimiques, physiologiques et signification taxonomique : « ...le ferment des glucosides se trouve presque exclusivement dans les Champignons parasites des arbres ou vivant sur le vieux bois. Or on sait que parmi les principes immédiats que renferment l'écorce, le cambium et même le ligneux des arbres, se trouvent des glucosides. C'est ainsi que dans les peupliers et les saules, si souvent envahis par les polypores, on rencontre de la populine et de la salicine ; dans les pommiers de la phlorazine, dans les pins de la coniférine. On peut donc supposer que le ferment en

14 E. Bourquelot, « Les matières sucrées chez les champignons », *C. r. hebd. séances Acad. sci.*, 1890, 111, 578-580.

15 E. Bourquelot, « Recherches sur les matières sucrées de quelques espèces de champignons », *C. r. hebd. séances Acad. sci.*, 1893, vol. 116, p. 826.

16 Alors qu'Emile Duclaux démontre rigoureusement la présence de l'invertine et de la diastase (amylase) chez *Aspergillus niger*.

question permet aux espèces qui le produisent d'utiliser pour leur nourriture ces divers glucosides, ceux-ci fournissant, entre autres produits de décomposition, du glucose, sucre directement assimilable. »¹⁷

Sur la base d'une démarche d'analyse systématique limitée aux Champignons, Bourquelot parvient donc à nouveau à mettre en accord caractères biochimiques et taxonomiques. Les pistes de recherches fructueuses ouvertes par ses travaux vont rapidement attirer l'attention d'autres scientifiques, dont Gabriel Bertrand, certainement le plus célèbre d'entre eux.

Recherches sur les oxydases

Jusqu'en 1894, les diastases, autrement dit les enzymes, étaient réputées n'intervenir par nature que dans les réactions d'hydrolyse. Gabriel Bertrand remet en question ce dogme après avoir étudié l'agent responsable d'un processus de coloration naturelle : le laccol, produit phénolique incolore, contenu dans le latex de l'arbre à laque est transformé au contact de l'air en laque, de couleur brune, sous l'action d'une diastase oxydante, la laccase. Cette remise en cause du modèle en vigueur est accueillie assez froidement dans un premier temps, mais l'accumulation de résultats positifs va finalement emporter l'adhésion générale en peu d'années. Après avoir établi la présence de laccase chez de nombreux Phanérogames, Bertrand fait appel à Bourquelot pour l'aider à vérifier l'existence de cette diastase chez les Champignons. Deux cents espèces sont testées au niveau de différents organes, avec des résultats positifs dans la grande majorité des cas. Des expériences plus détaillées, sur des espèces des genres *Russula*, *Lactarius* et quelques autres, vont là encore amener Bourquelot et Bertrand à des conclusions ouvrant des perspectives taxonomiques : « ...nos recherches permettent de penser qu'il existe une certaine relation entre sa présence ou son absence et les affinités botaniques. Ainsi, dans les espèces du genre *Lactarius*, si voisin du genre *Russula*, la présence de la laccase est presque aussi générale que dans celles de ce dernier ? »¹⁸. Dans plusieurs cas, les deux chercheurs vont associer la présence de ce ferment à des caractères facilement observables, éventuellement utilisable en systématique. Ils précisent en effet un peu plus loin que « dans certains cas, la présence de laccase coïncide avec l'existence de principes odorants : ainsi en est-il pour le *Clitocybe odora* Bull. (odeur de coumarine) et *Inocybe pyriodora* Pars. (odeur de poire). Dans d'autres, elle coïncide avec l'existence de principes colorables à l'air ; c'est ce qu'on remarque dans les *Boletus erythropus*, *cyanescens*, etc. »¹⁹. Dans un article postérieur, le noircissement de *Russula nigricans* est attribué à une oxydase différente de la laccase. Gabriel Bertrand découvrira quelques mois plus tard l'existence de la tyrosinase. Les personnalités marquées des deux chercheurs vont cependant abrégé leur collaboration qui cesse dès 1896. Il semblerait que Gabriel Bertrand ait gardé une certaine rancune suite à cet épisode puisque trente ans plus tard il s'opposera à l'idée d'une réversibilité des actions enzymatiques, propriété découverte par Emile Bourquelot et pourtant acceptée par la plupart des biochimistes depuis plusieurs années.

¹⁷ E. Bourquelot, « Présence d'un ferment analogue à l'émulsine dans les Champignons, et en particulier dans les Champignons parasites des arbres ou vivant sur le bois », *C. r. hebd. séances Acad. sci.*, 1893, 117, 383-386, p.386.

¹⁸ E. Bourquelot, G. Bertrand, « La laccase dans les champignons », *C. r. hebd. séances Acad. sci.*, 1895, 121, 783-786, p.784.

¹⁹ Ibid.

L'objectif principal des séries de travaux que nous venons de passer en revue est indéniablement la mise en évidence de la présence de diastases, hydratantes ou oxydantes, chez les Champignons. Mais, on ne peut ignorer la récurrence des réflexions sur le rôle de ces enzymes dans des phénomènes physiologiques ou dans l'apparition de certains caractères utilisables en systématique (couleur, odeur, localisation). Ces préoccupations vont continuer à se développer en filigrane dans les laboratoires des successeurs de Bourquelot pendant plusieurs décennies.

La poursuite des travaux de Bourquelot et sa postérité

Après cette première phase d'étude des Champignons, Bourquelot va appliquer ses méthodes expérimentales aux Phanérogames. Rejoint par Henri Hérissé (1873 - 1959), avec qui il met au point une méthode de détection enzymatique particulièrement efficace pour l'époque, il effectue une recherche systématique du « sucre de canne », c'est-à-dire du saccharose, dans des dizaines d'espèces. Sa présence quasi systématique va l'amener à penser « que le sucre de canne est une sorte de principe nécessaire aux échanges nutritifs, dans toutes les plantes phanérogames. »²⁰. Bien que la comparaison avec le rôle attribué au tréhalose chez les Champignons soit évidente, Bourquelot n'exprime pas textuellement l'intention d'utiliser cette caractéristique chimique dans un but taxonomique.

Après avoir mené ce large recensement de la présence de sucre de canne chez les Phanérogames, Bourquelot entame un nouveau projet visant à identifier les glucosides présents chez ces mêmes espèces grâce à l'émulsine, diastase qu'il avait déjà abondamment étudié chez les Champignons²¹. Cette nouvelle phase de recherche coïncide avec l'arrivée d'un deuxième collaborateur important : Marc Bridel (1883-1931). La méthode utilisée est une variante de la précédente. L'aspect biochimique des recherches prend le pas sur les préoccupations systématiques. Mais là encore, celles-ci réapparaissent ponctuellement quand nos chercheurs découvrent, par exemple, de la gentiopicine chez 10 espèces de gentianées ou de l'arbutine chez toutes les rosacées et protéacées étudiées.

Emile Bourquelot meurt le 26 janvier 1921. Ses deux principaux collaborateurs poursuivent ses travaux selon des stratégies différentes. Henry Hérissé mène au sein de la Faculté de Pharmacie de Paris des recherches principalement axées sur l'identification de glucosides chez les végétaux, en prolongation directe des travaux du maître. Il démontre, par exemple, la présence d'aspéruloside dans 26 espèces de rubiacées. Mais ses responsabilités grandissantes vont progressivement l'éloigner de la recherche. Marc Bridel occupe quant à lui la chaire de Physique végétale du Muséum national d'Histoire naturelle. Ses fonctions lui permettent de poursuivre le programme de Bourquelot dans ses trois principales dimensions : recherche de nouveaux glucosides, mise en œuvre de méthodes enzymatiques, identification de glucosides dans certains groupes végétaux. Cette dernière thématique va cependant s'inverser dans les dernières années de sa vie. De la recherche d'un unique composé chimique dans un large groupe taxonomique, on passe au repérage du plus grand nombre possible de substances organiques, et en particulier de glucosides, dans une seule espèce. L'exemple le plus marquant de ces travaux est l'identification de 16 molécules différentes dans la bourdaine

²⁰ E. Bourquelot, « Le sucre de canne dans les réserves alimentaires des plantes phanérogames », *C. r. hebd. séances Acad. sci.*, 1902, 134, 718-720, p.720.

²¹ B. Jupile, P. Jaussaud, « L'école pharmaceutique française des hétérosides », *Rev. hist. pharm.*, 2010, 57, 364, 375-384.

(*Rhamnus frangula*). Après sa mort en 1931, son successeur Jacques Rabaté (1907-1941) poursuit ses travaux en ce sens. Il consacre plus de 12 articles et sa thèse de doctorat à l'analyse de la composition chimique des Salicacées. Une publication de 1935 présente une synthèse remarquable des résultats taxonomiques obtenus. On y lit, par exemple que « la présence du salicoside dans la plupart des Salicacées donne une grande homogénéité chimique à cette famille. »²² Un tableau fait le bilan précis des concentrations en saccharose et en plusieurs glucosides dans trois organes de 23 espèces. Mais, encore une fois, si toutes les informations nécessaires sont disponibles, le pas vers une analyse taxonomique n'est pas explicitement franchi.

Si Bourquelot et son école ne peuvent pas être considérés comme les premiers chimiotaxonomistes, des personnalités reconnues dans ce domaine vont prolonger après guerre leurs travaux, mettant à profit le développement de nouvelles méthodes expérimentales, en particulier les techniques de chromatographie.

Charles Mentzer (1911-1967) est l'une des figures reconnues internationalement dans le domaine de la chimiotaxonomie des années 50. Il a précédemment effectué plusieurs passages à l'Ecole de Pharmacie de Paris, alors qu'Henri Hérissey était titulaire de la chaire de chimie biologique. En 1958, il est nommé à la chaire de Chimie appliquée aux corps organisés au Muséum national d'Histoire naturelle (dans le laboratoire où travaille déjà Victor Plouvier, élève de Rabaté). Ses travaux sur la biochimie comparée des flavonoïdes l'amènent à des progrès importants en chimiotaxonomie et phylogénie végétale. Il étend par la suite ses recherches à d'autres catégories de molécules comme les lignanes, les terpènes (inclus dans les glucosides à l'époque de Bourquelot) et aux rôles de celles-ci dans la physiologie végétale. Dès 1954, il propose un nouveau système de classification biochimique des plantes : la classification biogénétique²³. Il joue un rôle majeur dans le développement accéléré de la chimiotaxonomie végétale au début des années 60, participant à la rédaction de plusieurs ouvrages de référence, et intervenant dans les principaux congrès. Il intervient en 1966 dans le débat autour de la valeur phylogénétique des données issues de la chimiotaxonomie végétale. A travers l'étude des flavonoïdes puis d'autres types de molécules, Mentzer a également abordé la morphologie et la physiologie végétale (phytohormones, phototropisme...).

Georges Dillemann (1903-1999) rejoint l'équipe d'Henri Hérissey en 1938 sur un projet d'étude des glucosides cyanogénétiques ; recherches qu'il reprend après-guerre et pour lesquelles il a recours aux techniques chromatographiques. Parallèlement il mène des travaux sur ces mêmes composés et leur transmission dans une série d'hybrides végétaux : préoccupations encore une fois chimiotaxonomiques confirmées par une série d'études chromatographiques sur des espèces du genre *Rauwolfia*. Ses projets d'analyses par électrophorèse sont interrompus par la prise de nouvelles fonctions qui l'amèneront aux responsabilités de doyen de la Faculté de Pharmacie de Paris.

²² J. Rabaté, « Contribution à l'étude biochimique des Salicacées. VIII. – Répartition de quelques hétérosides chez les Salicacées, Bull. Soc. Chim. Biol., 1935,17, 439-446, p.440.

²³ Classification prenant en compte les voies métaboliques permettant d'obtenir des « produits secondaires » à partir de « produits primaires » : C. Mentzer, "Biogenetic classification of plant constituents", *Comparative phytochemistry*, Londres, Academic press inc., 1966, 21-31.

Conclusion

Le Paris de la fin du XIX^{ème} siècle constitue un creuset particulier où la chimiotaxonomie française plonge ses racines. Les spécificités de la formation des pharmaciens leur permettent d'occuper une place essentielle dans les développements de la biologie végétale associés aux nouvelles connaissances chimiques. Les trois années préalables de stage en officine sont l'occasion d'accumuler des connaissances en botanique et d'acquérir une certaine rigueur dans les manipulations, indispensables à l'obtention de résultats fiables avec les délicates techniques expérimentales de l'époque. Seules trois Ecoles supérieures de Pharmacie existent alors à Paris, Montpellier et Nancy (celle-ci ayant été récemment fondée pour remplacer celle de Strasbourg). Trois facultés mixtes de Médecine et Pharmacie viennent d'être créées à Lyon, Bordeaux puis Lille. Ces six établissements permettant l'accès au grade de pharmacien de première classe concentrent les étudiants les plus motivés par des ambitions scientifiques. Parmi les deux institutions les plus anciennes, l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris est évidemment la plus attractive pour les futurs chercheurs, ne serait-ce que par la proximité d'autres établissements prestigieux comme la Faculté des sciences de la Sorbonne, le Muséum national d'Histoire naturelle, l'Institut Pasteur... qui offrent diverses opportunités d'études et de carrières. Cette situation institutionnelle est à l'origine de la constitution d'un groupe scientifique assez particulier : parisien mais souvent d'origine provinciale, passionné de botanique, rigoureux, motivé par des ambitions scientifiques en phase avec les derniers progrès de la chimie... Toutes les conditions sont réunies pour que la chimiotaxonomie puisse éclore dans ce microcosme.

Si la découverte d'une nouvelle substance est souvent réalisée à partir d'échantillons arrivant de l'autre bout du monde, l'analyse détaillée des processus physiologiques et métaboliques l'impliquant ne peut être menée que sur une espèce disponible en quantité suffisante pour alimenter des extractions à faibles rendements et des identifications relativement peu sensibles étant donné les techniques disponibles à la fin du XIX^{ème} siècle. Avec la concentration du monde scientifique à Paris, on devine l'importance qu'a pu avoir la composition de la flore et de la faune de la région dans le choix des objets de recherche. Les excursions botaniques autour de la capitale ont joué un rôle primordial dans le déroulement des projets d'Emile Bourquelot, mais également dans le choix des pistes de réflexion qui devaient l'amener à démêler un amas de résultats contradictoires. La connaissance des cycles de développement et de la physiologie de ces organismes est nécessaire pour déterminer quelles étapes sont les plus propices à amener des résultats décisifs, pour savoir par exemple que certains individus jeunes ne se trouvent que sous terre. Cette place fondamentale des sciences naturelles dans le travail de Bourquelot est souvent ignorée par ses biographes, ou du moins évoquée uniquement à travers la description de sa personnalité. Peut-être cet oubli peut-il s'expliquer par le fait que ses collaborateurs sont plus biochimistes que naturalistes ou par le fait que Bourquelot lui-même n'évoque que très rapidement dans ses articles cette part de travail ? Quoi qu'il en soit, l'histoire oublie souvent au final le temps et l'énergie passés dans ces activités qui ont manifestement joué un rôle dans l'émergence de la chimiotaxonomie.

Ce contexte particulier pourrait également illustrer la possibilité de l'émergence d'une nouvelle science, non par une brutale prise de conscience mais par la lente accumulation de faits, par les croisements entre nouvelles connaissances issues de domaines différents, par l'utilisation de techniques expérimentales de plus en plus fines... A travers les allusions que nous avons pu évoquer dans cet article, on perçoit clairement que Bourquelot et ses collaborateurs ont énoncé quelques

principes élémentaires de la chimiotaxonomie. Ils ont parfaitement su voir que l'existence de certaines substances, enzymes, réactions, pouvaient expliquer des processus physiologiques, eux-mêmes à l'origine de caractères utilisables en systématique. Mais ils ne franchissent pas le pas qui leur ferait considérer ces concepts comme des sujets d'étude à part entière, en tant que nouvelle discipline. L'inversion de leur problématique au cours de la première moitié du XXème siècle ne va déboucher que très lentement sur la constitution de profils biochimiques d'espèces ou de genres particuliers. Là encore, cette évolution sera poussée par le progrès des connaissances et des techniques expérimentales plus que par une stratégie clairement affirmée. La multiplication des analyses n'ayant pas entraînée celle des moyens humains et matériels, le spectre des espèces étudiées va s'en trouver mécaniquement réduit. Mais cet obstacle ne sera que très provisoire : après-guerre, de nouvelles améliorations des techniques de laboratoires vont élargir l'échelle des recherches et permettre à la génération suivante de faire enfin émerger la chimiotaxonomie en tant que science à part entière.